УДК 591.473.31 : 597.5

А. А. Вронский, Л. А. Николайчук

СРАВНИТЕЛЬНАЯ АНАТОМИЯ МИОМЕРОВ ЛАТЕРАЛЬНОЙ МУСКУЛАТУРЫ КОСТИСТЫХ РЫБ С РАЗЛИЧНЫМ УРОВНЕМ ДВИГАТЕЛЬНОЙ АКТИВНОСТИ

СООБЩЕНИЕ 3

Вопросы о соотношении формы тела рыб, характеристик их плавания, с одной стороны, и формы миомеров их латеральной мускулатуры с другой, исследованы к настоящему времени крайне скудно. Так, в статье Дж. Нарселла (Nursall, 1956) приводится только один обобщенный факт по этому вопросу — в краниокаудальном направлении у рыб имеет место удлинение миомеров. Поэтому обзор данных, изложенных по этой теме в литературе, сводится к анализу работы Н. Ф. Ефимовой (1971), которая рассматривала, в основном, две экологические группы — нектонные и бентосные рыбы. Сделанные ею заключения сводятся к следующему:

1) у рыб отмечен передне-задний локомоторный градиент, который выражается в более значительном развитии активных (мышечных) структур в туловищном отделе тела и пассивных (сухожильных и костных) — в хвостовом;

2) в степени развития передних срединных и задних краевых конусов, а также флангов миомеров у рыб наблюдаются самые различные соотношения. Автор считает, что чем выше уровень двигательной активности рыб, тем больше вытянутость конусов в миомерах. У хищников со стремительным броском и у мигрантов особенно значительного развития достигают срединные конусы миомеров туловищного отдела тела. Наиболее развитыми задними краевыми конусами характеризуются миомеры обитателей «вод относительно с небольшим удельным весом, где инерция движения велика» (с. 66). Незначительная степень развития этих элементов миомеров у обитателей соленых вод указывает на ослабленность у них тормозной функции этих структур*. Значительны задние краевые конусы и у хищников преследующего типа, в то время как у хищников подстерегающего типа они несколько слабее. Большая длина флангов миомеров у придонных рыб свидетельствует о высокой их маневренности.

Поскольку рядом авторов установлено, что наиболее функционально значимыми являются такие характеристики элементов латеральной мускулатуры как длина миомеров и их элементов, соотношение степени развития срединных и краевых конусов, степень сворачиваемости мышечных пластин в конусы, величина механической связи миомеров с элементами осевого скелета, степень продольного перекрытия миомеров, исследованные нами виды костистых рыб сравнивались именно по этим показателям Сравнивались нами костистые рыбы с различными типами волнообразного плавания (классификация и терминология по Д. Линдсею (Lindsey, 1978) и разной формой тела.

Результаты исследования. Для начала следует отметить, что рыбы в исследуемой группе существенно различаются по количеству мышечных сегментов. Проведенные нами подсчеты подтверждают установленное ранее (Алеев, 1963, Яковлев, 1966) правило, гласящее, что по мере возрастания скоростей плавания у рыб происходит уменьшение количества подвижных связей в позвоночном столбе, т. е. уменьшается и количество миомеров. Так, у рыб с угреобразным типом плавания количество сегментов латеральной мускулатуры достигает значительно

* Н. Ф. Ефимова (1971) отводит срединным конусам миомеров роль создания движущей силы, а задним краевым конусам — обеспечения торможения.

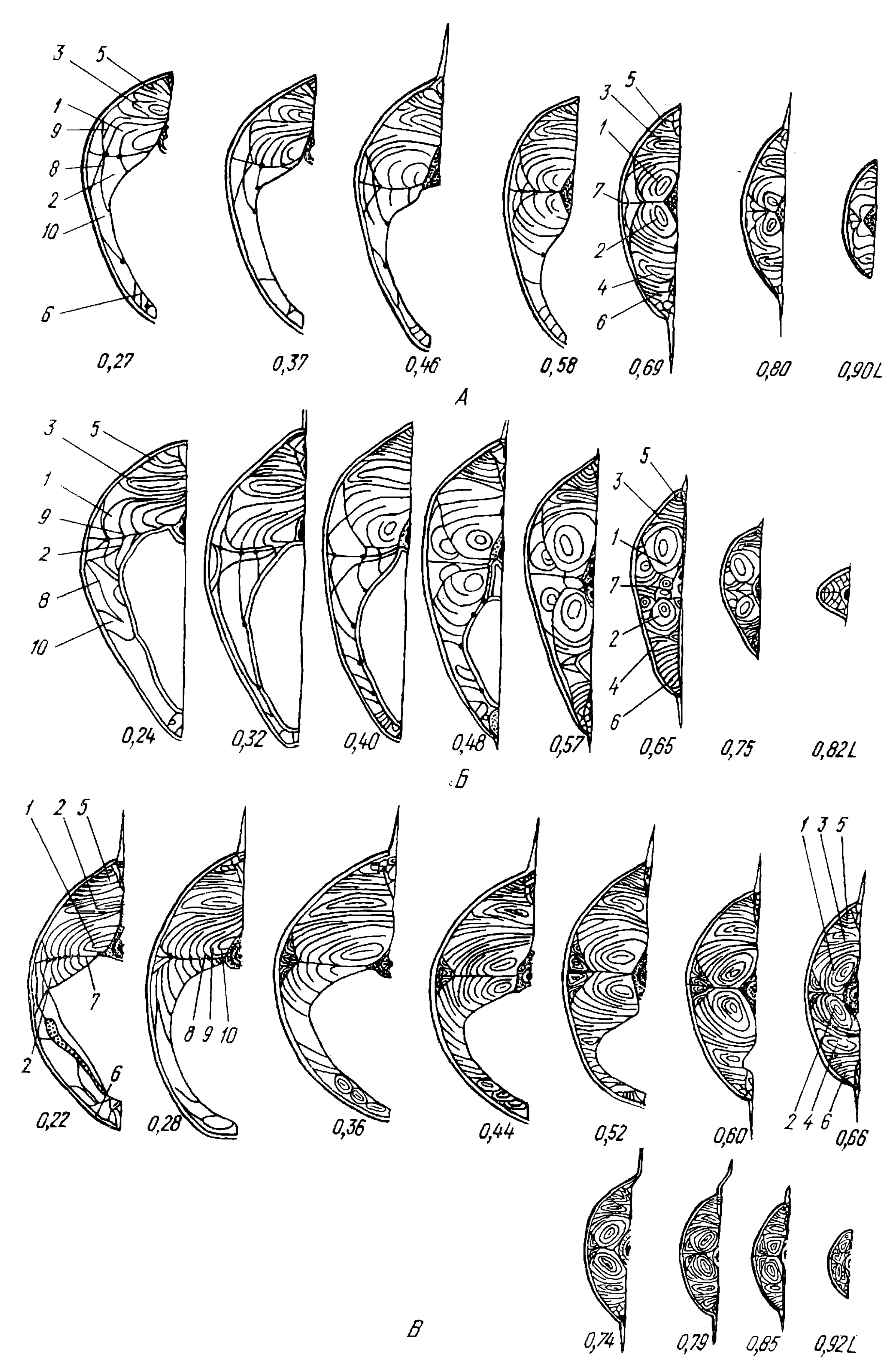


Рис. 1. Топография миосепт на поперечных срезах тела *Mugil saliens (Mugilidae, Mugiliformes) (А), Megalaspis cordula (Carangidae, Perciformes) (Б), Coryphaena hippurus (Coryphaenidae, Perciformes) (В)*:

1 — дорсальный срединный конус, *2* — вентральный срединный конус, *3* — дорсальный краевой конус, *4* — вентральный краевой конус, *5* — дорсальный фланг, *6* — вентральный фланг, *7* — горизонтальная септа, *8* — основная миосепта, *9* — дополнительная миосепта, *10* — миомер.

больших значений (у Anguilliformes их более 100, у Siluridae — более 70), чем у рыб с субставридообразным типом плавания, у которых число их, как правило, равно 25—70. У рыб со скомброидным (став-

ридообразным и тунцеобразным) типом плавания происходит дальнейшее уменьшение числа мышечных и скелетных сегментов: у рыб семейств Istiophoridae, Carangidae, Nomeidae — их 24, Scombridae, Bramidae — 40—45.

При исследовании строения туловищной мускулатуры костистых рыб со скомброидным типом плавания нами было отмечено явление «пересегментации», не описанное ранее: по средине каждого сегмента в районе конусов D_1 и V_1, D_2 и V_2, а также дорсального и вентрального флангов образуются дополнительные миосепты, не доходящие в глубине до медиальной септы (рис. 1.). В результате этого при сохранении общего числа миомеров, имеющих точки крепления на осевом скелете, длина мышечных волокон укорачивается вдвое. Такие взаимосвязанные характеристики миомеров как величина их продольного перекрытия (количество видимых на поперечных срезах тела разрезов миосепт) и степень дорсовентральной расчлененности (степень обособленности их элементов — конусов и флангов) в ряду исследованных видов изменяется одинаково: возрастает по мере перехода от угреобразного типа плавания к скомброидному. У рыб с угреобразным типом плавания величина продольного перекрытия миомеров в районе средних конусов равна 3—4, у рыб с субставридообразным типом — 4—5, у рыб со ставридообразным типом — 5—6, у рыб с тунцеобразным типом плавания 7—13. Полученные нами данные не в полной мере согласуются с утверждением С. М. Кашина и В. В. Смолянинова (1969) о том, что степень продольного перекрытия миомеров, для большинства костистых рыб составляющая 4—6, не изменяется по длине тела. Изучение поперечных срезов исследованных нами рыб и иллюстраций работ ряда авторов (Sharp, Dizon, 1978) показывает, что данный показатель в краниокаудальном направлении изменяется в соответствии с характером изменения линейных размеров миомеров и их элементов (рис. 1.).

В заключение отметим, что именно благодаря тому, что каждый миомер латеральной мускулатуры костистых рыб связан с рядом позвонков и перекрывает смежные с ним сегменты, обеспечивается плавность прохождения локомоторной волны по телу рыб (Nursall, 1956). Показатель механической связности миомеров с элементами осевого скелета (величина перекрытия скелетных элементов проекцией миомера на медиальную плоскость) был также введен С. М. Кашиным и В. В. Смоляниновым (1969). Подсчеты, проведенные указанными авторами, показали, что величина механической связности миомеров с осевым скелетом не изменяется по длине тела, хотя величина угла расположения остистых отростков, длина скелетных сегментов (Ford, 1937, Алеев, 1963), длина миомеров и их элементов в этом же направлении претерпевают ряд существенных изменений. Кроме того, авторами не был учтен тот факт, что вершины срединных конусов, прикрепленные в туловищном отделе тела к элементам позвоночного столба по своему периметру, в каудальном направлении отходят от медиальной плоскости и точки крепления миомеров смещаются от вершин конусов ближе к их средине (рис. 2). В меньшей степени это относится к краевым задним конусам. Поэтому проекция миомеров на медиальную плоскость не всегда достоверно отражает величину механической связи миомеров и элементов осевого скелета. Только изучение препаратов, демонстрирующих все перечисленные особенности миомеров, позволяет определить истинную величину указанного показателя. Именно в результате таких исследований нами было установлено, что многочисленные короткие миомеры рыб с угреобразным типом плавания, характеризующиеся незначительной дорсовентральной расчлененностью и продольным перекрытием, не образующие в подавляющем большинстве случаев замкнутых конусов, крепятся по всей длине тела к 3—5 позвонкам по всему своему периметру.

Олигомеризация миомеров у рыб с субставридообразным типом

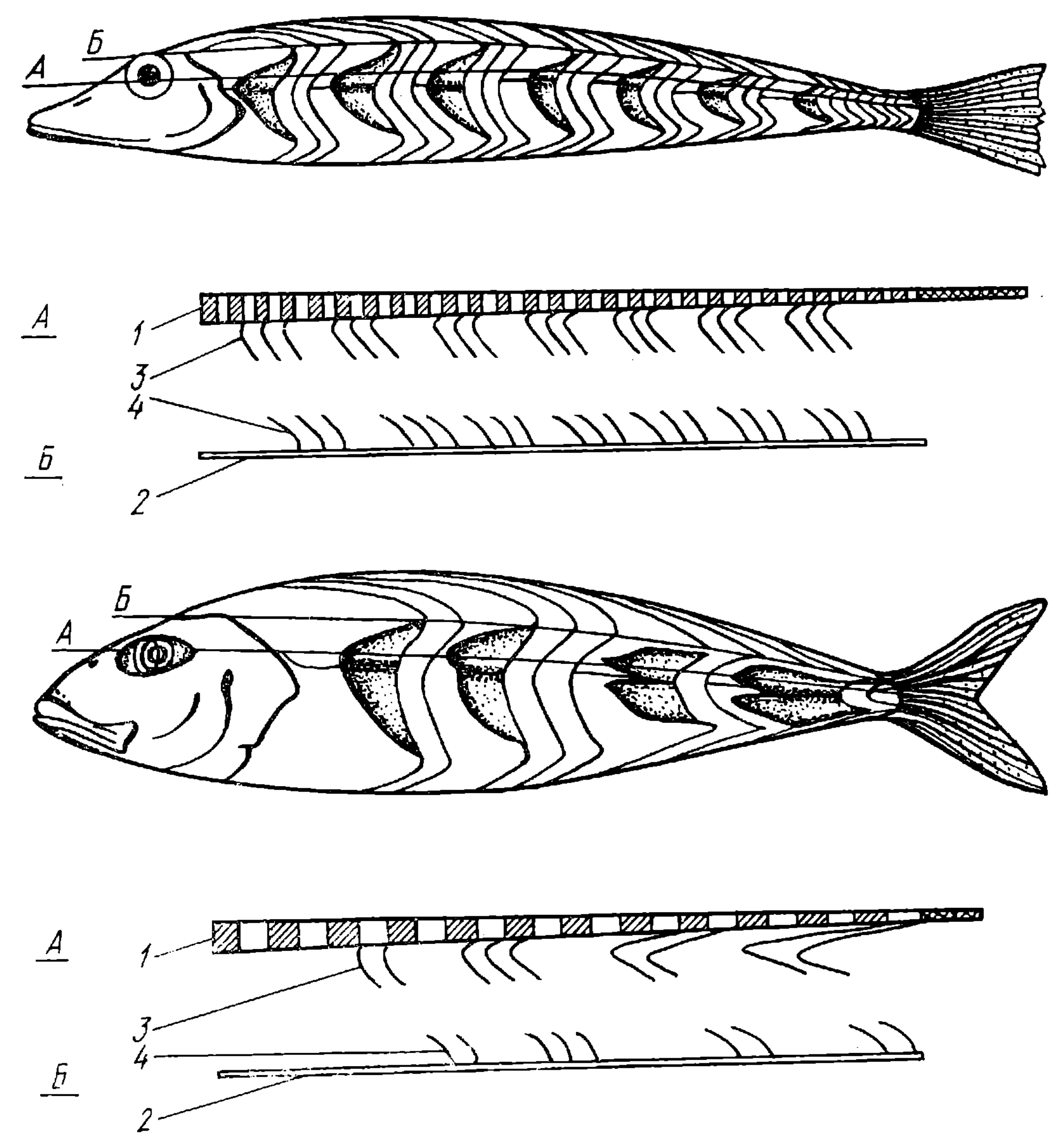


Рис. 2. Условные, близкие к фронтальным срезы тела *Chaenocephalus aceratus* (Chaenichthyidae. Perciformes) (вверху) и *Trachurus mediterraneus ponticus* (Carangidae, Perciformes) (внизу) на уровне вершин срединных дорсальных (*А*) и краевых дорсальных (*Б*) конусов миомеров:

1 — тело позвонка, 2 — медиальная септа, 3 — срединный дорсальный конус миомера, 4 — краевой дорсальный конус миомера.

плавания наряду с их удлинением, увеличением степени продольного перекрытия приводит к увеличению количества позвонков, покрываемых проекцией отдельных миомеров на медиальную плоскость. Однако в связи с тем, что миомеры рыб этой группы характеризуются образованием конусообразных структур в местах их изгибов и латеральным смещением вершин этих конусов, величина истинной механической связи миомеров с позвонками возрастает незначительно: миомеры связаны с 4—5 позвонками в туловищном отделе тела и 6—7 позвонками — в хвостовом отделе. Дальнейшее уменьшение количества миомеров, их удлинение и, соответственно, увеличение степени продольного перекрытия у рыб со скомброидным типом плавания, которое способствует увеличению скорости прохождения локомоторной волны по их телу, не может осуществляться за счет значительного изменения величины механической связи миомеров с элементами осевого скелета, так как количество мышечных сегментов соответствует числу позвонков. Поэтому у рыб этой группы удлиняются незакрепленные на позвоночном столбе участки миомеров, т. е. конусы.

Во взаимосвязь миомеров с опорными структурами у рыб со скомброидным типом плавания существенные коррективы вносит, кроме того, образование сухожилий на дистальных краях миосепт, соединение смежных сегментов в хвостовом отделе тела и перенос каудальных точек крепления миомеров и их сухожилий с тел позвонков на лопасти хвостового плавника (рис. 6).

Сравнение исследованных видов рыб по относительной длине миомеров показывает следующее: переход костистых рыб от угреобразного

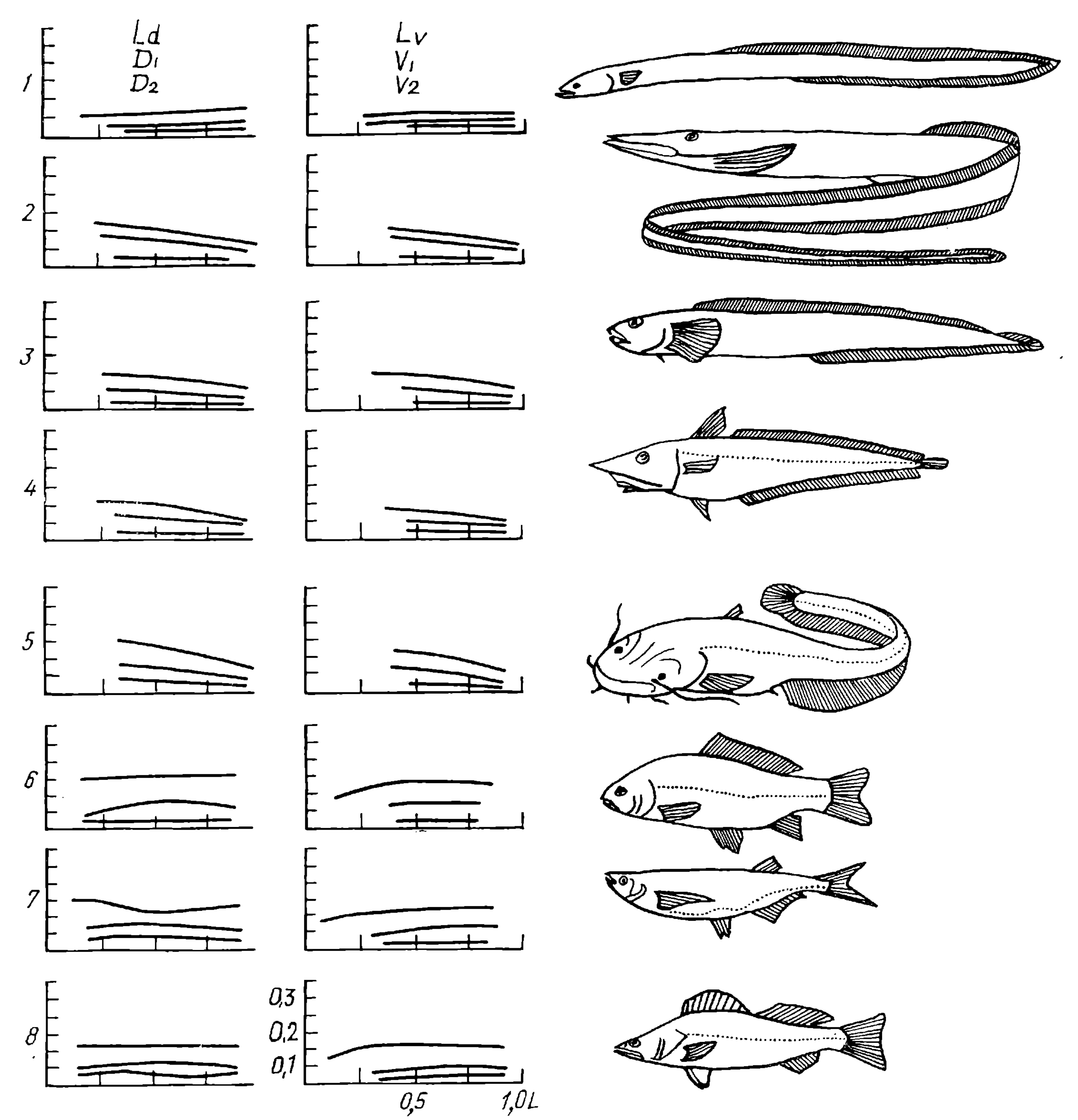


Рис. 3. Изменение относительной длины миомеров (Ld, Lv) и их элементов конусов D_1, D_2, V_1, V_2) вдоль продольной оси тела у следующих видов костистых рыб (начало рисунка):

1 — Anguilla anguilla (Anguillidae, Anguilliformes); *2 — Serrivomer* sp. (Serrivomeridae, Anguilliformes); *3 — Zarces viviparus* (Zoarcidae, Perciformes); *4 — Coelorhynchys* sp. (Macrouridae, Perciformes); *5 — Silurus glanis* (Siluridae, Siluriformes); *6 — Cyprinus carpio* (Cyprinidae, Cypriniformes; *7 — Pelecus cultratus* (Cyprinidae, Cypriniformes); *8 — Lucioperca lucioperca* (Percidae, Perciformes).

к скомброидному типу плавания сопровождается увеличением длины миомеров; в краниокаудальном направлении у рыб с угреобразным типом плавания длина миомеров, как правило, уменьшается, в то время как у остальных видов рыб происходит увеличение длины миомеров; характер изменения длины срединных конусов соответствует характеру изменения длины миомеров (рис. 3). Длина флангов миомеров у рыб с угреобразным типом плавания незначительна: дистальный их конец у многих видов рыб не заходит дальше вершин срединных конусов (рис. 4). По мере концентрации локомоторной функции в хвостовом отделе тела длина флангов увеличивается, достигая максимальной величины у рыб с тунцеобразным типом плавания и у рыб со ставридообразным типом плавания, имеющих торпедовидную форму тела (рис. 5, 6).

Исследованные нами виды костистых рыб значительно различаются по форме, длине, ориентации, степени сворачиваемости мышечных пластин, образующих задние краевые конусы. У рыб с угреобразным

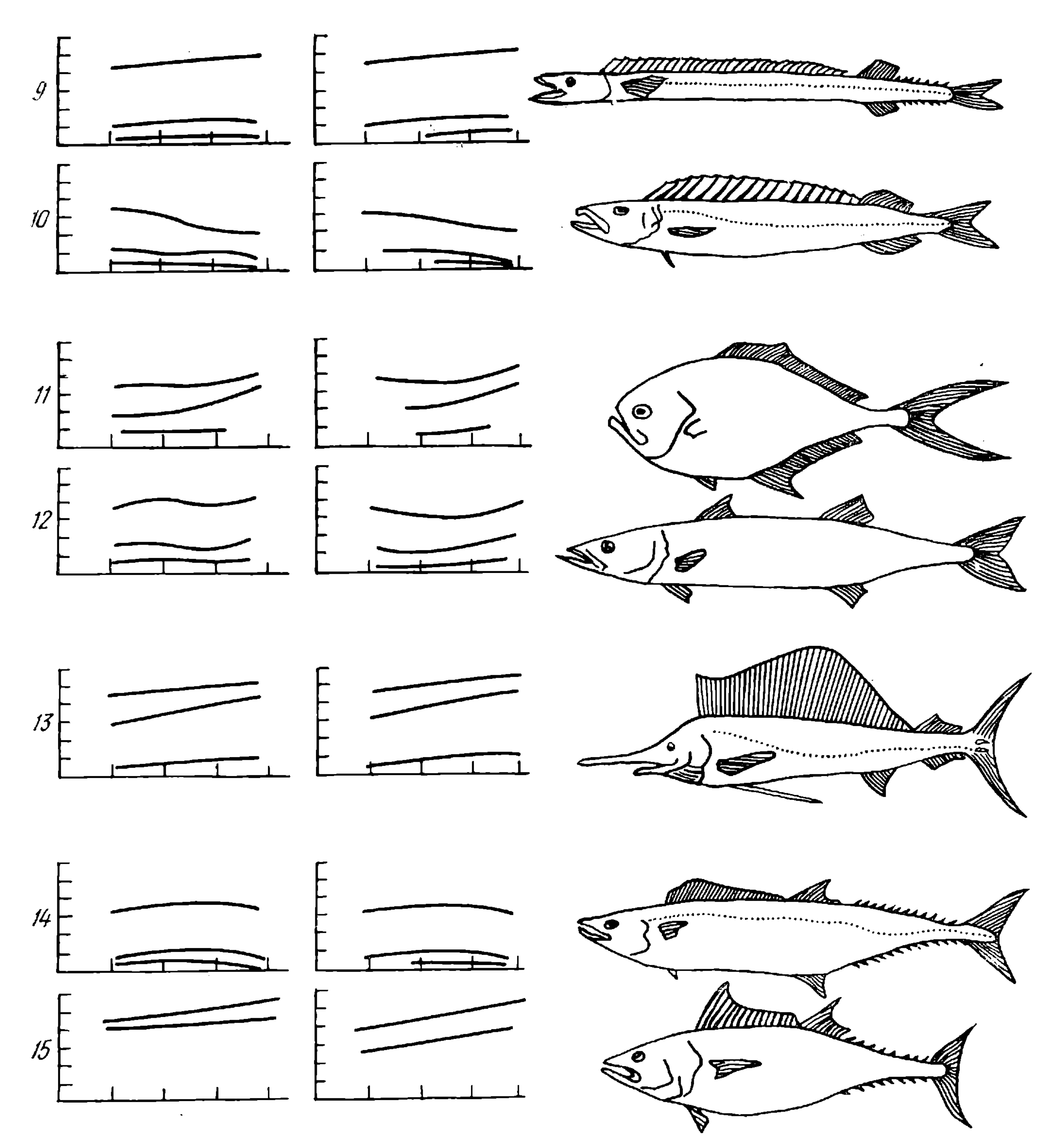


Рис. 3. Изменение относительной длины миомеров (Ld, Lv) и их элементов (конусов D_1, D_2, V_1, V_2) вдоль продольной оси тела у следующих видов костистых рыб (окончание рисунка):

9 — *Gempylus serpens* (Gempylidae, Perciformes); 10 — *Promethichthys prometheus* (Gempylidae, Perciformes); 11 — *Brama raji* (Bramidae, Perciformes); 12 — *Sphyraena barracuda* (Sphyraenidae, Mugilliformes); 13 — *Istiophorus platypterus* (Istiophoridae, Perciformes); 14 — *Acanthocybium solandri* (Scombridae, Perciformes); 15 — *Katsuwonus pelamis* (Scombridae, Perciformes).

типом плавания и у рыб, для которых характерен переходный от угреобразного к субставридообразному тип плавания, краевые задние конусы отсутствуют или развиты слабо (рис. 4). Редуцированы они и у рыб со ставридообразным и тунцеобразным типами плавания, что связано с развитием на дистальных краях миосепт сухожилий, обеспечивающих перенос точек крепления каудальных концов миомеров с тел позвонков на хвостовой плавник и является наглядным примером описанной А. Н. Северцовым (1939) редукции органов вследствие смены функции (рис. 5).

Наиболее развиты задние краевые, так же как передние срединные конусы миомеров у рыб с субставридообразным типом плавания, что связано, по нашему мнению, с интенсификацией функции сгибания скелетной оси, выполняемой миомерами рыб этой группы, в сравнении с таковой рыб с угреобразным типом плавания (рис. 4).

Значительны задние краевые конусы у колючеперых рыб с уплощен-

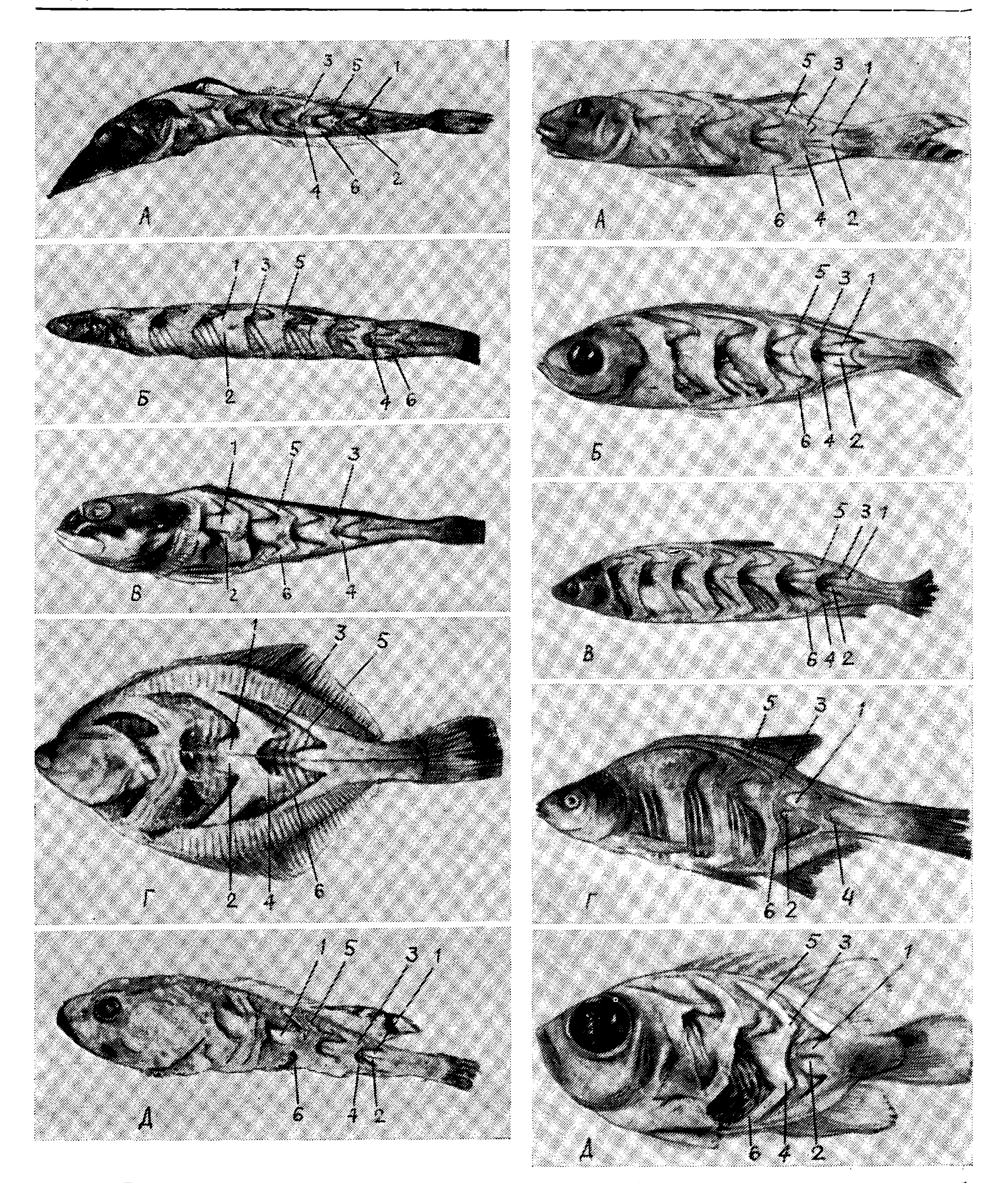


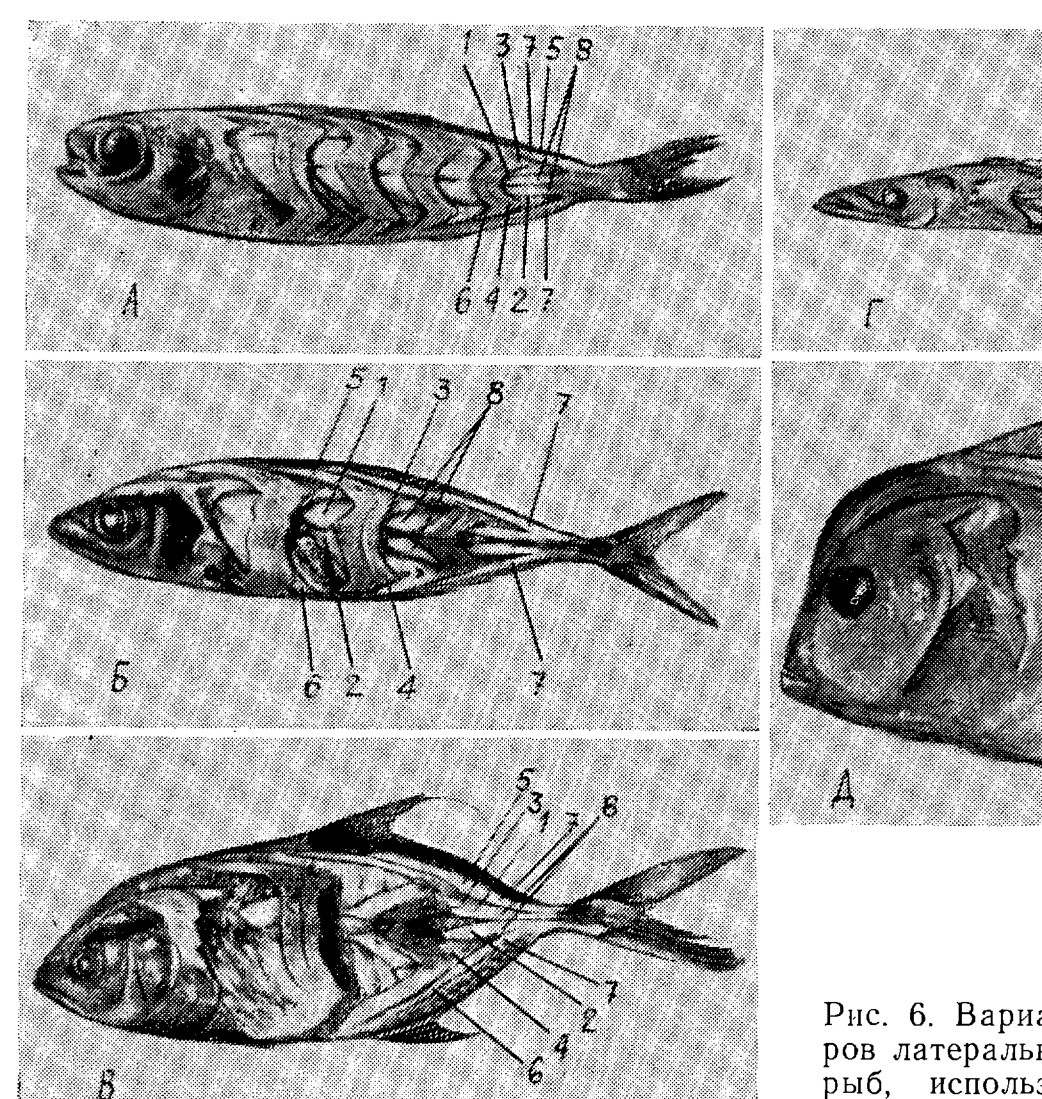
Рис. 4. Вариации формы тела и миомеров латеральной мускулатуры костистых рыб, использующих угреобразный и промежуточный между угреобразным и субставридообразным типы плавания:

А — *Cryodraco antarcticus* (Chaenichthyidae, Perciformes); *Б* — *Misgurnus fossilis* (Cobitidae, Cypriniformes); *В* — *Artediellus skaber* (Cottidae, Scorpaeniformes); *Г* — *Pleuronectes flesus* (Pleuronectidae, Pleuronectiformes); *Д* — *Gobius melanostomus* (Gobiidae, Perciformes): *1* — дорсальный срединный конус, *2* — вентральный срединный конус, *3* — дорсальный краевой конус, *4* — вентральный краевой конус, *5* — дорсальный фланг, *6* — вентральный фланг.

Рис. 5. Вариации формы тела и миомеров латеральной мускулатуры костистых рыб, использующих субставридообразный тип плавания:

А — *Upeneus tragula* (Mullidae, Perciformes); *Б* — *Priacanthus arenatus* (Priacanthidae, Perciformes); *В* — *Coregonus bavaretus* (Salmonidae, Salmoniformes); *Г* — *Abramis brama* (Cyprinidae, Cypriniformes); *Д* — *Priacanthus boops* (Priacanthidae, Perciformes) (обозначения те же).

ным высоким телом. У большинства из них (Pleuronectidae, Bothidae, Bramidae, Balistidae высокотелые Carangidae) пластины bd и bv и дистальные части пластин ad и av, образующие указанные конусы, расположены не во фронтальной плоскости, как у рыб с вальковатой формой тела, а под незначительным углом к сагиттальной плоскости. Задние



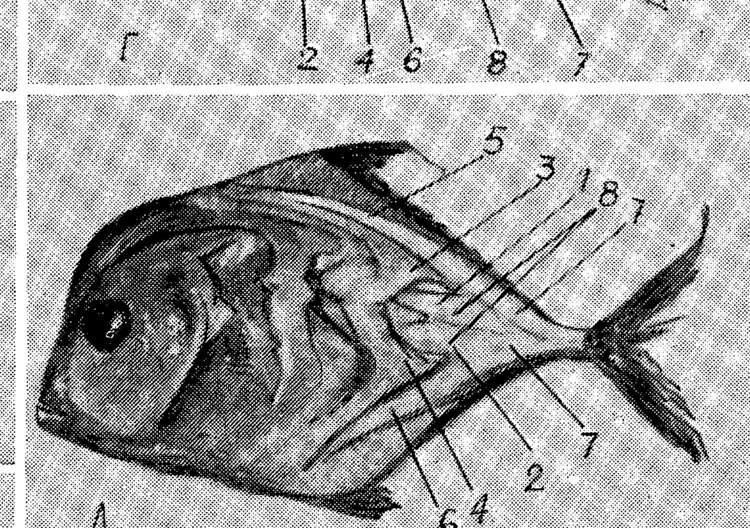


Рис. 6. Вариации формы тела и миомеров латеральной мускулатуры костистых рыб, использующих ставридообразный тип плавания:

А — *Cubiceps gracilis* (Nomoidae, Perciformes); *Б* — *Megalaspis cordula* (Carangidae, Perciformes); *В* — *Caraux ferdau* (Carangidae, Perciformes); *Г* — *Promethichthys prometheus* (Gempylidae, Perciformes); *Д* — *Scysis alexandrinus* (Carangidae, Perciformes): *7* — сухожилия, образующиеся на дистальных краях миосепт, разделяющих дорсальные и вентральный фланги миомеров, *8* — сухожилия, образующиеся на дистальных краях миосепт, разделяющих дорсальные и вентральные срединные конусы миомеров.

краевые конусы у них образованы, в основном, пластинами bd и bv, глубокие края которых не заворачиваются и не смыкаются в полуконусы.

Таким образом, полученные нами данные показывают, что при переходе костистых рыб от угреобразного к скомброидному типу плавания и в процессе специализации последнего в строении миомеров их латеральной мускулатуры произошли следующие основные изменения:

— в результате удлинения миомеров увеличилась, во-первых, дорсовентральная их расчлененность, выразившаяся в обособлении четырех — шести (в некоторых случаях имеются пластины cd; пластины ad и av в хвостовом отделе тела могут раздваиваться) элементов — дорсального (D_1) и вентрального (V_1) срединных передних конусов, дорсального (D_2) и вентрального (V_2) краевых задних конусов, дорсального (D_3) и вентрального (V_3) краевых передних конусов, дорсального и вентрального флангов и, во-вторых, степень их продольного перекрытия;

— заворачивание краев пластин add и adp, avd и avp в хвостовом отделе тела приводит к образованию замкнутых конусов, вершины которых не имеют непосредственной связи с элементами осевого скелета;

— развитие системы сухожилий на дистальных краях миосепт хвостового отдела тела у рыб со скомброидным типом плавания (Ameyan-Akumfi, 1985) повлекло за собой прогрессивное развитие кранильно ориентированных элементов миомеров — срединных конусов и флангов и редукцию задних краевых конусов *.

* При субставридообразном типе плавания функция миомеров состоит в сгибании локального участка позвоночного столба, в то время как при ставридообразном и тунцеобразном типах плавания они выполняют функцию сгибания хвостового плавника относительно тела (Nursall, 1956).

Проведенные Н. Ф. Ефимовой (1971) сравнительно-анатомические исследования, аналогичные нашим, позволили ей сделать следующее заключение: «В общем эволюция основной локомоторной мышцы туловища рыб (m. magnus) проходит в направлении дифференциации ее на две порции: поперечноостистую и остистую... Расчленение же большой боковой мышцы на миомеры играет второстепенную роль, а поперечные септы могут даже ослабевать или частью редуцироваться, и тогда мышца образует сплошной продольный тяж» (с. 26). Полученные нами данные и анализ результатов других авторов (Videler, 1975, Ameyaw-Akumfi, 1975) показывают, что эволюция туловищной мускулатуры первичноводных позвоночных действительно состояла в разделении первоначально единой боковой мышцы (Amphioxi, Cyclostomata) на ряд продольных сегментированных мышц, между которыми были распределены функции обеспечения плавания с различными характеристиками. При этом полученный нами морфологический материал не подтверждает положения о том, что роль миомеров в этом случае уменьшается. Напротив, развитие системы сухожилий в миосептах миомеров многих видов костистых рыб свидетельствует в пользу того, что роль их как двигательных единиц туловищной мускулатуры у рыб увеличивается. Далее, изменения, которые отмечаются в морфологии миомеров латеральной мускулатуры костистых рыб при приспособлении их к определенному типу волнообразного плавания, является ярким доказательством того, что усилия туловищных мышц в создании пропульсивной силы являются некоторой суммой усилий, создающихся составляющими их сегментами. В соответствии с этим эволюцию латеральной мускулатуры костистых рыб нельзя сводить однозначно к дифференциации ее на ряд продольных мускулов, так же как нельзя усматривать ее только в структурных перестройках составляющих ее сегментов. Оба указанных процесса шли параллельно и взаимодополняли друг друга.

Из этого следует, что проведение функционального анализа латеральной мускулатуры костистых рыб предполагает, по нашему мнению, прежде всего выяснение роли составляющих ее миомеров.

Алеев Ю. Г. Функциональные основы внешнего строения рыбы.— М. : Изд-во АН СССР, 1963.— 247 с.

Ефимова Н. Ф. Об эволюции скелетно-мышечных нервных компонентов туловища костистых рыб : Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Алма-Ата, 1971.— 47 с.

Кашин С. М. Исследование локомоции рыб : Автореф. дис. ... док. биол. наук.— М., 1984.— 25 с.

Кашин С. М., Смолянинов В. В. К вопросу о геометрии туловищной мускулатуры рыб // Вопр. ихтиол.— 1969.— **3**.— С. 1139—1142.

Северцов А. Н. Морфологические закономерности эволюции.— М.; Л. : Изд-во АН СССР, 1939.— 610 с.

Яковлев В. Н. Функциональная эволюция скелета рыб // Палеонтол. журнал.— 1966.— 3.— С. 3—13.

Ameyaw-Akumfi C. The functional morphology of the bodi and tail muscles of the Funa Katsuwonus pelamis Linnaeus // Zoologischer Ansciger.— 1975.— **134**, N 5/6.— P. 367—375.

Ford E. Vertebral variation in Teleost fishes // J. Mar. Biol. Assoc. U. K.— 1937.— **22**.— P. 2—57.

Lindsey C. C. Form, function and locomotory habits in fish / Ed. by W. C. Hoar, D. J. Randall // Fish physiology.— New York, San Francisco; London : Acad. Press, 1978.— Vol. 8: Locomotion.— P. 1—100.

Nursall J. R. The lateral musculature and the swimming of fish // Proc. Zool. Soc. London.— 1956.— **126**, N 1.— P. 127—143.

The physiological ecology of tunas / Ed. by G. D. Sharp, A. E. Dizon.— New York : Acad. Press.— 1978.— 485 p.

Videler J. J. On the interrelationships between morphology and movement in the tail of the cichlid fish Tilapis nilotica L.// Neth. J. Zool.— 1875.— **35**.— P. 143—194.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена
АН УССР (Киев)

Получено 24.10.86